

紫金标属分布区的研究

李 恒

(中国科学院昆明植物研究所)

兰雪科 Plumbaginaceae 包括19属约775种, 其中除 *Aegialitis* R. Br. 2种(现有人分作一个独立的科 *Aegialitidaceae* Lincz.) 分布于热带亚洲, 马来西亚东部和澳大利亚, *Armeria* (DC) Willd (80种) 分布于北温带和南美安第斯山脉至火地岛外, 绝大部分的属都主产地中海沿岸和中亚地区, 就科的分布区范围而言, 兰雪科地跨各大洲, 具有相当古老的分布区类型, 而以地中海沿岸和古地中海区为分布中心。

一、紫金标属 *Ceratostigma* 分布区的起源和间断

紫金标属是兰雪科中一个比较进化的少种属, 共 8 种^[1, 2], 间断分布于热带东非, 西藏东喜马拉雅地区至华北、华东, 南至泰国北部, 以东喜马拉雅北坡西藏南部为现代分布中心(图1)。

与紫金标属极为相近的 *Dyerophytum* Kuntze(*Vogelia* Lam.) 属有 3 种, 分布于南非, 索科特拉岛, 阿拉伯和印度。两个属的分布区相互衔接, 形态比较接近, 很可能是起源于同一祖先, 平行发展的近亲属。

迄今为止, *Dyerophytum* 的种分布在冈瓦纳古陆的不同陆块, 无疑是起源于古地中海南岸的属。至第三纪初, 索科特拉岛和印度都是非洲大陆板块的一部分; 后来(约在第三纪前半期) 它们大部分被海洋淹没, 仅留有矗立于水面的山岳, 成为山岳岛屿; 再后, 由于陆地重新上升, 索科特拉岛重新与非洲连接; 到第三纪末, 连接又复中断, 因此又变为岛屿。由此看来, *Dyerophytum* 在索科特拉岛, 印度的定居应追溯到早第三纪初期, 即索科特拉岛尚未与非洲(连同阿拉伯)分离, 印度尚未北移的时候。关于本属在南非的分布, 关于 *Dyerophytum* 的迁移方向问题, 看来由北到南是合理的, 因为本属现在主要分布在昔日冈瓦纳古陆的北方, 其次, 与本属亲缘相近的属, 无论是 *Ceratostigma*, 或者是 *Plumbagella*, 以及兰雪科绝大多数较为原始的属都是起源于地中海沿岸和古地中海地区并以此为现在分布中心的, 到达热带非洲的属已属极少, 更没有到达南非的, 不能想像, 一个属或种会在远离其家族的南非孤立发生。

我们之所以要讨论 *Dyerophytum* 的分布和起源, 是因为它与紫金标属在发生上是平行的, 在分布区上是相互替代的。紫金标属分布在 *Dyerophytum* 分布区以北(大体上说), 首先是在劳亚古陆的南缘得到了较大发展。如果这两个属是同宗的, 两者必有其

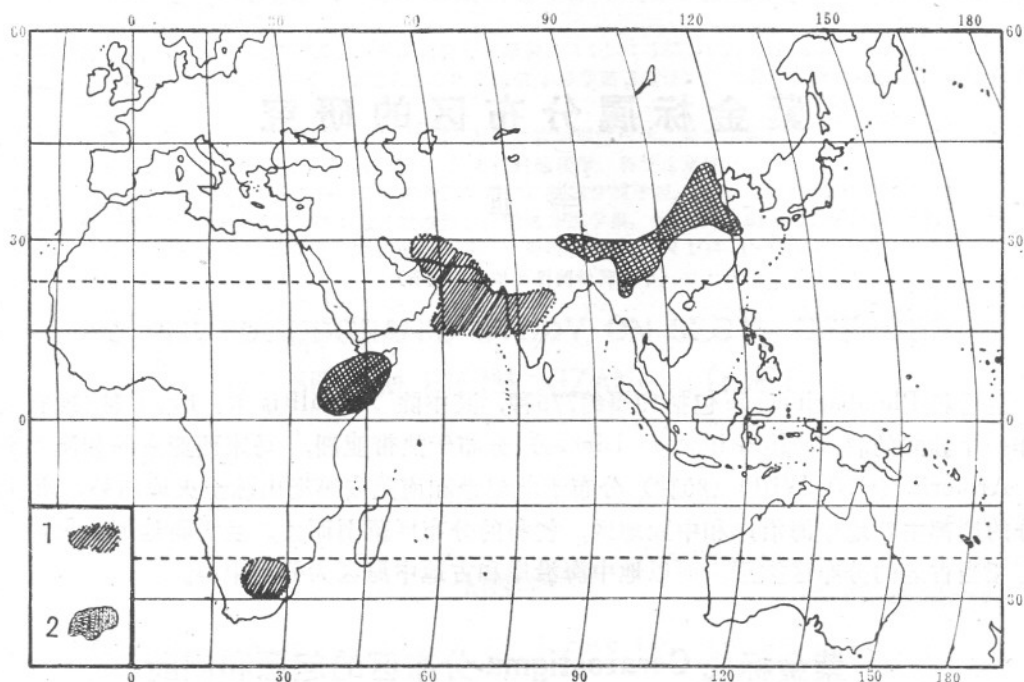


图1 紫金标属(1)和Dyerophytum(2)的间断分布区

Fig. 1 Disjunction of 1. *Ceratostigma*, 2. *Dyerophytum*

共同祖先而各有其始祖类型。这些始祖类型应该是出现在古地中海南部沿岸。紫金标属很可能起源于西藏南部至阿拉伯一带, 否则东非两个种的出现就难于理解。两属在形成之后, 分道扬镳: *Dyerophytum*向南迁移, 紫金标属向东扩散。

在紫金标属发生的早第三纪初期, 古地中海南部全都在干湿交替的亚热带气候条件下, 当时西藏南部发育着以桉树为主的常绿阔叶林(噶尔县门士, 始新世), 中新世在南木林还发育着杨、桦、榆等落叶阔叶林, 在今天的藏南(主要指雅鲁藏布江河谷地区)主要是草原和荒漠化草原的景观, 尽管沧桑多变, 紫金标属在起源上, 正如吴征镒所断言的, 是一个热带属。〔4〕

一个属, 在它发生后的早期, 分布区通常是连续的, 紫金标属也当如此, 在红海没有形成以前, 紫金标属通过阿拉伯向东非播散, 是没有什么障碍的; 随着红海的形成, 分布区在亚非间间断, 也是不言而喻的。东非两个种 *C. abyssinicum*, *C. speciosum*彼此近缘, 是属内最进化的两个幼龄种, 无一与亚洲种相同, 说明这两个种自身不是从亚洲分布过去的, 从亚洲过去的应是它们的祖先, 而且过去的时期较早。

本属的间断不仅由于红海的形成, 而且由于生态环境发生了重大的变化: 紫金标属在它发生以后, 历经古地中海的消失, 喜马拉雅山脉的隆起及其周围地区的抬升, 阿拉伯沙漠的发展, 内陆气温下降, 水汽来源受阻, 致使阿拉伯至西喜马拉雅的广大地区的植物种类无能生存, 灭绝或他迁, 紫金标属大面积间断即由此造成。

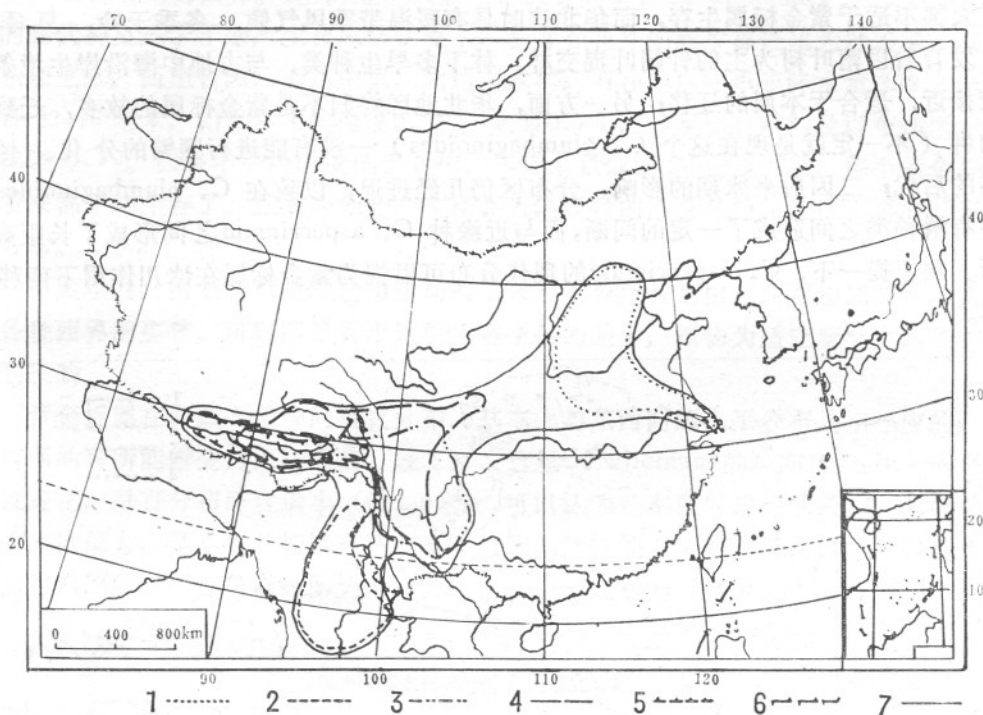


图2 紫金标属亚洲种的分布区

Fig. 2 Areas of *Ceratostigma* Species in Asia:

1. *C. plumbaginoides*, 2. *C. asperrium*, 3. *C. Willmotianum*, 4. *C. minus*,
5. *C. griffithii*, 6. *C. luicinum*, 7. The Genus *Ceratostigma*

二、分布区的西退东进

从现有种的分布范围来说, 由于前述原因, 生态因素的骤然变化, 紫金标属由西部大大后退了, 让出了由阿拉伯至西喜马拉雅这一广阔地域。进而可以推论, 自晚第三纪末期以来的几次冰期, 紫金标属惧于严寒, 可能曾再度退却, 康、滇、缅北一带是它们最好的避难所。它们可以在此休养生息, 分化后代, 到间冰期和冰后期重又向适宜的地区播散。

属下大体上可按腋芽无鳞和有鳞分为两组, 无鳞的仅有两种, 是较适于热带气候的原始类型; *Ceratostigma plumbaginoides* 分布在华北(河北、山西、河南至上海?) 种的分布东界是本属的极限东界, 种的分布区西界(图2)与各有鳞种类相邻而不相接, 与分布于缅甸至泰国的另一无鳞种 *C. asperrium* 则遥遥相望。这两个近缘种的分布区如此孤立, 说明它们的起源地相近但分散较早, 作为古地中海起源热带属的成员 *C. plumbaginoides*, 在温带地区华北的生存发展, 只能是紫金标属由西部地区退却, 继而向东推进的结果。*C. plumbaginoides* 既为本属较为原始的种, 孤居华北, 但其分布区内和周围都无任何近缘种类出现, 表明东进时期较为久远, 可以追溯到第三纪中期, 即古地中海消失, 海陆关系改变之后。喜马拉雅及以西地区气候发生了急剧变化之

后,大都不适于紫金标属生存,而华北这时具有暖温带季风气候,冬季干冷,夏季湿热,发育着以落叶树为主的针阔叶混交林,林下多旱生种类,与古地中海沿岸生境条件比较接近,适合于本属的迁移;另一方面,华北地区终归不是紫金标属的故乡,迁到那里的种(不一定就是现在这个 *C. plumbaginoides*)一没有能进行频繁的分化、留下更多的后代;二因后来冰期的影响,分布区仍几经进退,以致在 *C. plumbaginoides* 和腋芽有鳞种类之间造成了一定的间断,而与近缘种 *C. asperim* 之间形成了长距离的间断。顺便提一下, *C. asperim* 的现代分布可以视为紫金标属在冰川作用下南移的标志。

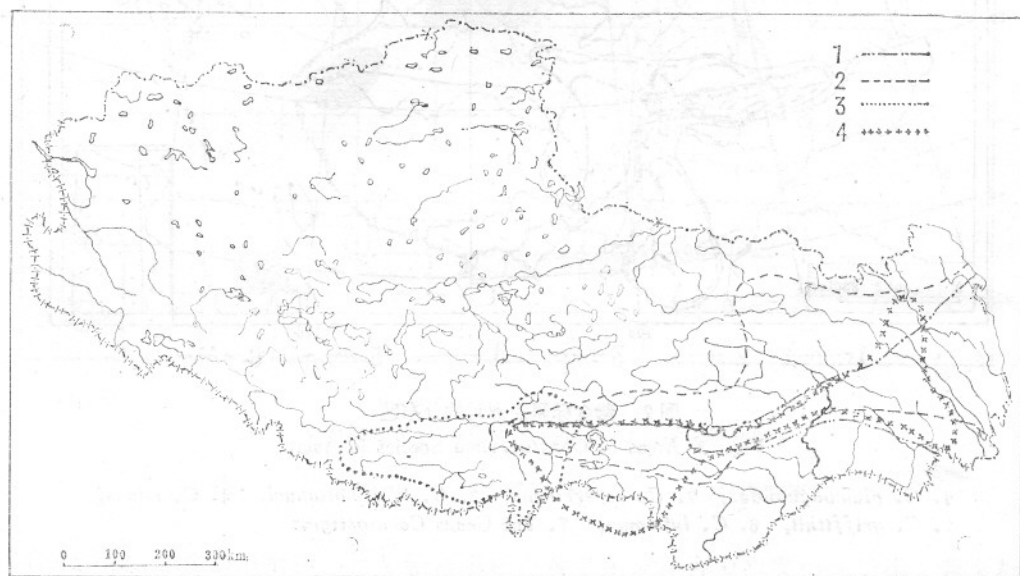


图3 紫金标属各种在西藏的分布区

Fig. 3 Distribution of *Ceratostigma* Species in Xizang:

1. *C. Willmottianum*, 2. *C. minus*, 3. *C. griffithii*, 4. *C. ulcinum*

三、水平分布和垂直分布

紫金标属腋芽具鳞的亚洲4个种都出现在雅鲁藏布江河谷地区(图3),西藏吉隆以东的东喜马拉雅北坡地段,种数占全属1/2。其中3种以雅鲁藏布江大拐弯一带为中心作同心环状向四周特别是向东向西散开: *C. willmottianum* 向东伸到川西及云贵高原,向西止于加查,这是1种匍匐上升的亚灌木、叶芽和花序外围都有多层的鳞片,体态比较高,具备了一些抗寒的性状,但旱生性态不甚完备,其适应范围大概只能以加查一带的生境为度; *C. minus* 向东经四川至甘肃文县,云南,沿三江河谷伸入至西藏东北部(比如),沿雅鲁藏布江河谷西达日喀则,这里年降水量372.9毫米,年平均温度 6.7°C [3],这是1种直立小灌木,体态矮小,耐寒、抗旱的性能都较前1种好,其适应范围亦较广; *C. griffithii* 植物体矮小,木质茎枝盘结,枝叶密被硬毛和羽状分枝柔毛,适于干热生境,其旱生性状限制它向东较为湿热的环境发展,以昌都至察隅一线为

东界,以日喀则为西界。此外,亚洲最后一个腋芽具鳞种 *C. ulcinum* 作为 *C. griffithii* 向西的替代种更适于干寒,生长成垫状灌木,新芽和花芽的鳞片都进化为针刺状,其分布区东起尼木,西至吉隆,南达帕里,北达南木林;所在地区帕里年降水量 368.2 毫米,定日 224.6 毫米,帕里年平均温度 0.2°C ,定日 0.7°C ,显然比日喀则及以东地区水热条件都较差^[3]。如果年平均温度低于 0°C ,年降水量低于 200 毫米的话,整个紫金标属植物看来都不能生存了。正因为如此,本属在吉隆以西的西喜马拉雅地区不再有紫金标属的分布。

西藏境内,由于喜马拉雅造山运动的结果,水分条件是由东向西递减的。从紫金标属各种西界的更替,可以明显看出这里生态条件的差异,植物为适应变异生态条件所作出的反映。

紫金标属在西藏 4 个种的垂直分布,基本上与东西向的水平分布是相呼应的;分布得愈西的种所能攀登的海拔愈高(表 1),这里 *C. ulcinum* 的分布区最小,形态特征比较进化,垂直分布跨度最小(仅 850 米),可以认为是本属后起的幼龄种,幼龄种所攀登的高度最大,是本属长期以来适应喜马拉雅山脉持续上升的结果,这个种在雅鲁藏布江河谷西部的定居,可以理解为本属分布区在退却之后的再恢复。

表 1 紫金标属 4 个种的垂直分布

Table 1 Vertical Distribution of 4 *Ceratostigma* Species

种 名 Species	海 拔 高 度 Altitude m.		
	西 藏 Xizang	云 南 Yunnan	甘 肃 Gansu
<i>C. willmotianum</i>	3500—1700	—1400	800—750
<i>C. minus</i>	4000—2200	—1300	1000—750
<i>C. griffithii</i>	3950—1800	—	—
<i>C. ulcinum</i>	4850—4000	—	—

四、讨 论

1. 紫金标属在西藏主要限于雅鲁藏布江河谷,特别是西段,北不过岗底斯山脉,南不愈越(基本上)喜马拉雅山脉,可能北部过于干寒,喜马拉雅山南坡过于湿热,生境条件都超过了本属的最大生态幅度。

2. 如果接受紫金标属是起源于古地中海南部的热带属这一观点,则应设想:现在存活的种不是从早第三纪保留下来的始祖种,属的现代分布中心不等于起源中心。

3. 紫金标属现有种大都以干热河谷为基地,干热的生态条件与古地中海气候条件有密切的联系,但有所不同;干旱程度明显增加了,热量特别是冬季则大大下降了,紫金标属为适应新的环境是经过许多适应锻炼的,保留下来的种都比原始种类耐寒抗旱。

4. 由于古植物资料缺乏,本文只不过是根据现代植物所作出的推论,可能谬误。

参 考 文 献

- [1] Prain D., 1906: The Genus *Ceratostigma*. Journ. Bot. Brit. et For. 44: 4—8.
- [2] Lawrence G. H. M., 1954: Studies in the Genus *Ceratostigma*. Gentes Herbarum. vol. 8, Fasc. 5: 410—420.
- [3] 张经纬、姜恕, 1973: 珠穆朗玛峰地区植被垂直分带及其与水平地带关系的初步研究. 植物学报, 15 (2): 221—236
- [4] 吴征镒等(Wu Cheng-yih et al.) 1980. Dissertation upon the origin, development and regionalization of Xizang (Tibet) flora through the floristic analysis. (in print.)

THE STUDY OF AREAS OF THE GENUS
CERATOSTIGMA BUNGE

Li Hen

(Kunming Institute of Botany, Academia Sinica)

1. The origin and disjunction of *Ceratostigma*

The genus *Ceratostigma* is closely related and in evolution paralleled to *Dyerophytum*. All of the three species *Dyerophytum* spread in differential parts of the Gondwana Land (E. Africa, S. Africa, Sokotra Islands and India). The genus *Ceratostigma* is discontinuily distributed in tropical E. Africa, E. Asia (from E. Himalaya in Xizang to N. and E. China, south into Thailand) with S. Xizang as the present distribution center. Probably both genera in origin and certainly evolved near the Tethys during the early Tertiary: *Dyerophytum* is restricted on the southern side of the Tethys, *Ceratostigma* has the origin centering in the region from Arabia to S. Xizang. Presence of *Ceratostigma* in E. Africa indicate that the species were come from Asia before the break of Red Sea.

2. The areas of *Ceratostigma* in Asia, reduced from west and advanced to east.

The genus *Ceratostigma* consists of 8 species which generally are subdivided into two groups. The primitive group is represented by naked axillary buds and comprises following two species. *C. plumbaginoides* occurs in N. and E. China. Its eastern limit is the same one of the genus, the western limit of distribution is near the area of second group with scaly axillary buds,

but has a long distant from the other species with naked buds *C. asperrimum*, distributing in N. Burma and Thailand. The distribution of *C. plumbaginoides* in N. China of temperate zone shows that the area of the genus *Ceratostigma* was greatly advanced to the East Asia. In Arabia, W. Himalaya now is lacking the plants of *Ceratostigma*, that means the area of the genus was far reduced from its origin range because of the changed ecological conditions, which closely related to Himalaya orogeny and desiccation of Arabia.

3. Zonal and vertical distribution of *Ceratostigma*.

The second group with scaly axillary buds comprises 4 xerophilous species in Asia, mostly occurring along arid valley of Yarlu Zambu Jiang. *C. willmotianum* spread in Sichuan, Yunnan-Guizhou plateau, west to Gyaca of Xizang. *C. minus* is distributed in Xizang, Yunnan, Sichuan, north-west to Wen Xizn of Gansu, west to Xigaze with average yearly rainfall of 372.9 mm. and average yearly temperature of 6.7°C. The area of *C. griffithii* is lying in Xizang at east limited to Qamdo and Zayü, at west limited to Xigaze. *C. ulicinum* as the vicarious species *C. griffithii* occurs in valley from Nyemo to Tingri with average yaerly rainfall of 224.6 mm. and average yearly temperature of 0.7° C. Its western limit is the same one of the genus *Ceratostigma* in Asia. Unquestionably, the plants of *Ceratostigma* don't present in the region where yearly rainfall decrease lower than 200 mm, yearly temperature lower than 0°C.

The vertical distribution is closely related to zonal distribution. The species, spread more west, was attained to higher elevations. For example, *C. ulicinum*, ocured in the western limited range of this genus in Asia, there is found at elevations of 4000—4850 m. only, of which consist the upper growth line of *Ceratostigma*. The presence of *C. ulicinum* in western valley of Yarlu Zambu Jiang means recemented area of *Ceratostigma*.